Die Metamorphose des Süsswasserschwammes.

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät der Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Bernhard Nöldeke
aus Strassburg i. E.

Jena,
Gustav Fischer.
1894.

Meinen Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547613_0142

Einleitung.

„Die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Spongien aus dem befruchteten Ei haben noch kein einheitliches Bild für die Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe ergeben und stehen vielfach unter einander im Widerspruch."

Dieser von HEIDER (9, p. 1) 1890 ausgesprochene Satz hat, obgleich in den letzten Jahren mehrere dieses Gebiet behandelnde Arbeiten erschienen sind, auch heute seine Gültigkeit nicht verloren. Den grössten Fortschritt bezeichnet in dieser Frist entschieden das grosse Werk von DELAGE (4) über die Embryogenie der Schwämme auf Grund seiner Untersuchungen an *Spongilla*, *Esperella*, *Reniera* und *Aplysilla*. Stehen scheinbar auch einzelne Species noch ausserhalb des von diesem Forscher für die Spongienentwicklung aufgestellten Rahmens, so schien doch wenigstens nunmehr eine Grundlage für eine einheitliche Auffassung auf diesem Gebiet von neuem vorhanden zu sein, nachdem die von GOETTE in seinem Werke über die Spongillenentwicklung (7) aufgestellten Thesen durch die Arbeit von MAAS (12) anscheinend widerlegt waren.

Jedoch sind die von DELAGE beschriebenen Vorgänge bei der Metamorphose der Larven zum fertigen Schwamm zum Theil so sonderbarer Art, dass eine Bestätigung derselben durch Nachuntersuchungen entschieden wünschenswerth und nöthig ist.

Für die marinen Kieselschwämme steht eine neue Bearbeitung in naher Aussicht. Denn schon vor dem Erscheinen der definitiven Arbeit

Delage's veröffentlichte Maas im Februar 1892 eine vorläufige Notiz über die Entwicklung von *Esperia* (14); was jedoch gerade die Vorgänge bei der Geisselkammerbildung anbelangt, so findet sich hierüber in dem kurzen Bericht keine nähere Angabe. Wir müssen daher die ausführliche Arbeit von Maas abwarten [1]), um in ihr eine Bestätigung oder Widerlegung Delage's zu finden, soweit seine Angaben die marinen Kieselschwämme betreffen.

Eine von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Facultät der Universität Strassburg gestellte Preisaufgabe, deren Bearbeitung ich unternommen, verlangte eine entsprechende Untersuchung am Süsswasserschwamm, dessen Ontogenie nach Delage weder mit Goette's noch Maas' an demselben Thier gemachten Beobachtungen in Einklang zu bringen war.

Vor den schon erwähnten Autoren war es insbesondere Lieberkühn, welcher in einer Reihe von Arbeiten *Spongilla* und speciell ihre Entwicklungsgeschichte behandelte (10, 11 u. a.). Seine vorzüglichen biologischen Angaben besitzen noch heute ihren vollen Werth, während in Anbetracht der unvollkommenen Mittel und Methoden, die ihm bei seinen Beobachtungen zur Verfügung standen, seine embryologischen Untersuchungen kaum mehr als eine historische Bedeutung haben, da das Resultat derselben natürlich nur in groben Zügen die Entwicklung des Schwammes aus der Larve geben konnte. Sein Ergebniss ist kurz folgendes: Die eiförmigen, bewimperten Larven, „Schwärmsporen", gehen nach ihrer Festsetzung ziemlich rasch in einen sehr flachen Kuchen über, aus welchem sich dann allmählich die junge fertige Spongilla entwickelt.

Wir finden in den Arbeiten Lieberkühn's auch zwei interessante Beobachtungen, die wir bei Goette wieder antreffen, nämlich die, dass die Larven mitunter schon im Mutterleib ihre Entwicklung so weit durchmachen können, dass sie ihr Wimperepithelium verlieren, und ferner, dass letzteres sich an den freischwärmenden Larven in Fetzen ablösen könne (11, p. 389; 10, p. 11).

Die nächste wichtigere Mittheilung über die Spongillenentwicklung veröffentlichte 1878 Ganin (6). Sich vollständig auf den Boden der Keimblättertheorie stellend, fasst er die Larve des Süsswasserschwammes als aus drei Keimblättern zusammengesetzt auf, deren innerstes die Magenhöhle einschliesst. Wie die strenge Durchführung der Theorie es erfordert, gehen alle Blätter in die entsprechenden Schichten über.

1) Siehe Nachwort.

Während das Ectoderm bei der Metamorphose zur Epidermis wird, geht das Entoderm in die epitheliale Auskleidung der innern Hohlräume mit Ausnahme der des Subdermalraumes über. Letzterer ist nach GANIN's Auffassung auf eine echte Leibeshöhle zurückzuführen, während das ganze Canal- und Kammersystem auf Ausstülpungen der Magenhöhle beruhen soll. Das larvale Mesoderm bildet sich in das Parenchym um.

Zu vollständig andern Resultaten kommt GOETTE in seiner 1886 erschienenen Arbeit (7). Nach diesem Autor geht der ganze fertige Schwamm nur aus dem larvalen Entoderm hervor, unter welchem Namen GANIN's Meso- und Entoderm zusammengefasst wird; das Ectoderm geht durch Abstossung oder Atrophie zu Grunde. Auch die „Entodermhöhle", welche mit einer Gastrulationshöhle in keiner Weise homolog ist, verschwindet bei der Metamorphose spurlos. Daher können weder die Geisselkammern noch irgend welche andern Hohlräume auf sie zurückgeführt werden, sondern sie müssen als vollständige Neubildungen aufgefasst werden. In den Geisselkammern insbesondere haben wir Producte einer eigenthümlichen Zellknospung zu sehen, in Folge deren sich die definitiven Geisselzellen aus dotterhaltigen Zellen durch Hypertrophie bilden, nachdem die Dottersubstanzen sich in Zellkerne umgewandelt haben [1]). Während der Metamorphose ist die Zeitfolge der Erscheinungen einer grossen Unregelmässigkeit unterworfen (7, p. 13).

Auf Grund seiner Befunde wies dann GOETTE auf den Parallelismus zwischen der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Spongilla* hin, da die Vorgänge bei der Entwicklung aus den Gemmulis keine andern seien als die bei der Larvenmetamorphose sich zeigenden; denn die Gemmulamasse unterscheide sich in keiner Weise von einem ectodermlosen, noch indifferenten Larvenentoderm (7, p. 25).

Im schärfsten Widerspruch zu allen Angaben GOETTE's stehen diejenigen von MAAS (12), welcher, wieder auf GANIN zurückgehend, drei differenzirte Gewebsschichten für die Spongillenlarve feststellte, deren äussere die Epidermis, deren mittlere das Parenchym und deren innere die Auskleidung der innern Hohlräume bilden solle. Zumal den Uebergang des larvalen Ectoderms in die spätere Epidermis hielt er für zweifellos, da er ihn nicht nur durch seine Dauerpräparate er-

---

1) Siehe Seite 26.

wiesen fand, sondern ihn sogar am lebenden Thier mit Hülfe eines Horizontalmikroskopes beobachtet haben wollte.

Die grosse larvale Höhle will er auf eine von aussen her erfolgende Einstülpung zurückführen, fasst sie also als echte Magenhöhle auf. Aus ihr sollen sich durch Ausstülpungen alle definitiven Hohlräume bilden.

Diese Angaben fanden keine Bestätigung bei einer von DELAGE ausgeführten Nachuntersuchung. Dieser Autor ist zu Resultaten gekommen, welche mit keinen frühern Beobachtungen im Einklang stehen. Wie GOETTE constatirte auch er den entodermalen Ursprung der Epidermis; jedoch geht nach ihm das Ectoderm nicht verloren, sondern wandert nach der Anheftung der Larve in das Innere derselben, wo seine Zellen nach Auflösung ihres gegenseitigen Zusammenhangs von Parenchymzellen aufgenommen werden sollen. Nach einer bestimmten Zeitdauer erlangen sie ihre Freiheit wieder und werden nun zur Bildung von Geisselkammern verwendet, welche wie die andern Hohlräume Neubildungen sind, da auch er ein spurloses Verschwinden der larvalen Höhle beobachtet hat. Nach ihm sind kleine, von GOETTE und MAAS schon in der freien Larve gefundene und von diesen Autoren als Geisselkammeranlagen gedeutete Hohlräume auch vorübergehende Bildungen und dürfen schon als entodermale Producte in keiner Weise in Beziehung zu den aus dem larvalen Geisselepithel entstehenden Geisselkammern gebracht werden. Die epitheliale Auskleidung der Canäle ist aber entodermalen Ursprungs.

Nach dieser Arbeit ist noch eine kurze diesbezügliche Mittheilung von WELTNER (20) erschienen, welcher experimentell die Frage über den Zusammenhang des Ectoderms und der Epidermis zu lösen versucht hat und dabei zu dem leider nicht genügend erläuterten Resultat gekommen ist, dass künstlich ihres Ectoderms beraubte Spongillenlarven sich trotzdem zu normalen Schwämmen entwickelten.

Wie aus diesem Ueberblick ersichtlich ist, ist für *Spongilla* die Entwicklungsgeschichte noch in keiner Weise klargestellt. Auf einer Seite stehen diejenigen Forscher, welche die Keimblättertheorie allgemein gültig und daher auch für den Süsswasserschwamm consequent durchgeführt wissen wollen. Auf der andern Seite finden sich die Autoren, welche in der Ontogenie von *Spongilla* einen eigenartigen Typus erblicken, der mit dem bei den übrigen Metazoen festgestellten nicht harmonirt. Was aber die Schicksale des larvalen Ectoderms sowie die Bildung der Geisselkammern anbelangt, herrscht bei ihnen keine Uebereinstimmung.

Wie ich hier gleich vorgreifend bemerken will, stehen auch meine Resultate in einzelnen, und gerade in diesen wichtigen Punkten mit den bisher vorliegenden Angaben nicht im Einklang.

Material und Untersuchungsmethode.

Das Material zu meinen Untersuchungen lieferte mir die Ill, sowie zum Theil auch die auf Elsässer Seite gelegenen Altwasser des Rheins. Besonders häufig fand ich *Spongilla* an allen Schleusen, welche in der Stadt und vor derselben in der Ill angelegt sind. Ich habe bei meiner Arbeit sowohl die Larven von *Spongilla fluviatilis* wie auch die von *Sp. lacustris* verwendet.

Um das nöthige Material zu erhalten, wurden vom Boote aus die Spongillenkrusten möglichst sorgfältig mit einem Kratzer von ihrer Unterlage abgelöst, sofort an Ort und Stelle auf ihre Trächtigkeit untersucht, und die für die Untersuchung brauchbar erscheinenden Stücke in grosse, Elodea canadensis enthaltende Gläser vertheilt; die ganze Procedur wurde, soweit irgend möglich, unter Wasser vorgenommen. In meinem Arbeitszimmer hielt ich *Spongilla* in grössern Aquarien, deren Wasser sowohl durch eine langsame Durchlüftung als auch durch Pflanzen den nöthigen Bedarf an Sauerstoff zugeführt erhielt.

Die unter diesen Verhältnissen bald zahlreich ausschwärmenden Larven wurden auf kleinere Gläser vertheilt, in denen ihnen genügend Gelegenheit geboten war, sich an Pflanzen — besonders günstig in jeder Beziehung erwies sich Elodea — festzusetzen.

Als Conservirungsflüssigkeit verwendete ich, nachdem ich die verschiedensten Proben gemacht, am liebsten die Flemming'sche Chromosmiumessigsäure. Die besten Präparate erhielt ich, wenn ich nur wenige Tropfen der Säure in das kleine, den Larven zum Aufenthalt dienende Standgläschen gab. Die dabei entstehende starke Verdünnung der Conservirungsflüssigkeit verhinderte jede Schrumpfung sowie auch jede plötzliche Formveränderung, die bei Anwendung starker Lösungen leicht eintreten und bei der Untersuchung irreführende Bilder hervorrufen können.

Für die so conservirten und in üblicher Weise gehärteten Larven erwies sich nach mehreren Versuchen mit den verschiedensten Färbmitteln die Tinction mit Boraxcarmin als die weitaus beste und wurde daher weiterhin allein angewendet. Behufs Herstellung der Schnittserien bettete ich die Präparate in Paraffin ein.

Betonen will ich ausdrücklich, dass die nach den Angaben DELAGE's mit Alcohol und MAYER'schem Carmin hergestellten Präparate an Deutlichkeit und Schärfe der Contouren hinter den auf oben angegebene Weise angefertigten bedeutend zurückblieben.

Die Untersuchung wurde ausgeführt im Zoologischen Institut der Universität Strassburg während der Sommer 1892 und 1893. Es ist mir ein Bedürfniss, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. GOETTE, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für das Interesse, welches er mir während meiner ganzen Studienzeit bewiesen hat. Auch Herrn Privatdocenten Dr. VON WAGNER bin ich für viele freundschaftliche Rathschläge zu grossem Danke verpflichtet.

I. Theil.

a) Die freie Larve.

Da ich meine Untersuchungen lediglich auf die Metamorphose der Spongillenlarve beschränken wollte, habe ich über prälarvale Stadien keine eigenen Beobachtungen gemacht. Soweit solche für das Verständniss späterer Verhältnisse nöthig sind, werde ich mich auf die diesbezüglichen Mittheilungen von GANIN, GOETTE und MAAS beziehen.

Ich beginne sofort mit der Beschreibung der freien Larve, auf die ich trotz aller Angaben der frühern Autoren doch etwas ausführlicher eingehen muss.

Die Spongillenlarve besitzt eine eiförmige Gestalt; ihren breiten, beim Schwimmen stets nach vorn gerichteten Theil bezeichne ich wie die frühern Forscher als Scheitelpol, die Längsaxe als Scheitelaxe. Die Undurchsichtigkeit, welche der Larve eine milchweisse Färbung verleiht, lässt sie trotz ihrer Kleinheit schon mit freiem Auge erkennen und in ihren ruhigen Bewegungen deutlich und genau verfolgen. Ein dichtes Wimperkleid dient ihr zur Locomotion. Wie alle Schwammlarven ist auch sie ziemlich lichtscheu.

Bei ihren Bewegungen hat schon MAAS ein actives Schwimmen „mittels der Wimpern" beobachtet. Dabei sind die senkrechten Hebungen und Senkungen anscheinend ihre Lieblingsbewegungen. Jedoch bietet ihr häufiger Aufenthalt am Wasserspiegel dem Beobachter genügend Gelegenheit, sie auch in ihren andern Schwärmrichtungen zu verfolgen. Dabei sieht man häufig eine stark geneigte Haltung des Thierchens, so dass die Scheitelaxe einen schiefen Winkel mit der Wasseroberfläche bildet. Während bei diesem Schwimmen

stets der Scheitelpol nach vorn gerichtet ist, finden wir ihn bei den Senkungen nach oben, also in der Bewegungsrichtung nach hinten gerichtet. Bei dieser Ausnahme von der Regel haben wir es wohl nicht mit einem activen Schwimmen, sondern mit einem Sichfallenlassen zu thun.

Während Goette in den Wasserströmungen die Ursache für die Bewegungsrichtungen der Larven erblickte, hat Delage versucht, die die Thierchen in verschiedener Intensität treffende Beleuchtung als die richtende Kraft hinzustellen. Soweit die allgemein constatirte Flucht aus dem Hellen in das Dunkle in Frage kommt, hat diese Hypothese viel Verlockendes an sich; jedoch alle Bewegungen dürften hierdurch allein doch nicht zu erklären sein. Auch giebt Delage zu, dass diese Auffassung noch durchaus unerwiesen ist, hofft aber, dass genaue Untersuchungen eine Lösung der Frage in jener Richtung ergeben könnten.

Wie Maas den Larven eine ausserordentlich lebhafte Bewegung zuschreiben kann (12, p. 537), ist mir nicht verständlich geworden. Denn meistens ziehen sie, falls sie sich an der Wasseroberfläche halten, ruhig und gemessen ihre Kreise.

Ueber die histologische Zusammensetzung der Larve können uns erst Schnittpräparate genügenden Aufschluss geben. Am lebenden Material erkennt man wohl deutlich eine geisseltragende, äussere Zellschicht, sowie eine unter dem Scheitelpol liegende Höhle, aber alle eingehenden Untersuchungen werden durch die Undurchsichtigkeit der Larve völlig unmöglich gemacht. Auch Totalpräparate geben uns keine klare Vorstellung, und man ist daher fast ganz auf die Schnittserien angewiesen.

Die äussere, schon am lebenden Thier erkennbare Schicht welche ungefähr in gleichmässiger Dicke die ganze Larve umgiebt, ist zusammengesetzt aus cubischen, einreihig gestellten Zellen. Der Kern in diesen ist verhältnissmässig gross und liegt in dem nach dem Larveninnern gerichteten Theil der Zelle. Er hat ein äusserst dichtes Netz von feinen Chromatinfäden, so dass erst bei sehr starker Vergrösserung einige wenige Kernkörperchen im gefärbten Präparat sichtbar werden. Bei Anwendung schwächerer Linsen scheint er dann vollständig homogen gefärbt.

Jede Zelle hat, soweit ich mich an Zupfpräparaten orientiren konnte, eine einzige Geissel (Lieberkühn, 10, p. 11), welche ungefähr zwei- bis dreimal so lang, wie die ihr zugehörige Zelle hoch ist. Besser

als bei der Anwendung von Chromosmiumessigsäure liessen sich, wie schon Maas angab, die Geisseln in Sublimatpräparaten erhalten.

Die beschriebene äussere Schicht nenne ich mit Ganin, Goette und Maas Ectoderm, während Delage im Gebrauch dieses Ausdrucks eine Unvorsichtigkeit erblickt, die er vermeiden will. Im zweiten Theil meiner Arbeit komme ich noch auf diesen Punkt zurück.

Dem Ectoderm stelle ich die gesammte Innenmasse der Larve nach Goette's Vorgang als Entoderm gegenüber. In diesem ist deutlich die der schwärmenden Larve nie fehlende „Entodermhöhle", wie Goette den unter dem Scheitel gelegenen Hohlraum genannt hat, mit ihrer epithelialen Auskleidung von dem die Hauptmasse des Entoderms bildenden Entodermkern zu unterscheiden.

Ueber die Natur der Höhle sind die Autoren, die sich mit der Entwicklung von *Spongilla* aus dem Ei beschäftigt haben, nicht zu einem übereinstimmenden Urtheil gekommen. Während Ganin und Maas eine echte Gastrulationshöhle (Magenhöhle) in ihr sehen, bestreitet Goette diese Auffassung und erkennt in ihr nur eine vorübergehende, vollständig dem Entoderm angehörige Bildung. Wie Delage schliesse auch ich mich letzterm Forscher an und glaube, dass wir vorläufig in der Entodermhöhle einen zur Erhaltung des Gleichgewichts dienenden Apparat sehen dürfen. Dass die Höhle ihre Existenz dem Umstande verdankt, dass die Entodermmasse nicht genügend gross ist, um den von dem Ectoderm umgebenen Hohlraum auszufüllen (4, p. 390), ist wohl selbstverständlich und hätte Seitens Delage's keiner Erwähnung bedurft; denn eine physiologische Erklärung bringt uns diese Angabe nicht.

Selbst in einem noch äusserst wenig differenzirten Zustande des Entoderms zeigt die Höhle schon ihre epitheliale Auskleidung. Stets habe ich sie an der halbkuglig gewölbten Decke gefunden. Ihre Zellen bilden eine überaus dünne, einfache Schicht, welche sich kappenförmig über den Hohlraum hinzieht. Der convex vorragende Boden kann eine epitheliale Bedeckung auch zeigen, doch fand ich besonders an jüngern Thieren dieselbe nicht mit der Regelmässigkeit auftreten wie an der Höhlendecke.

In dem unter der Höhle liegenden Entodermkern lässt sich eine auffallende Ungleichheit des Reifestadiums, auf dem die Larven den mütterlichen Körper verlassen, leicht constatiren. Die jüngsten Stadien, die ich angetroffen, enthielten wenige, aber grosse dotterhaltige Zellen mit fast gar nicht färbbarem Protoplasma, während die

ältern, vorgeschrittenern eine ziemlich weitgehende Differenzirung des aus unzähligen kleinen Zellen bestehenden Entoderms zeigten.

Die grossen, noch indifferenten Zellen der jüngern Larven haben neben ihrem Kern, dessen Chromatinstructur selbst bei stärkster Vergrösserung nicht immer klar zu erkennen ist, viele Nebeneinschlüsse von meist kugliger, oft aber auch unregelmässiger Form. Dass wir in diesen nur Dotterreste erblicken dürfen, wird von allen Autoren angenommen. Bei der Regellosigkeit, welche wir in der Aufeinanderfolge der verschiedenen Entwicklungserscheinungen antreffen werden, können sich derartige vereinzelte Dotterreste auch noch in spätern Stadien zeigen. Es wäre nun von grösster Wichtigkeit gewesen, ein bestimmtes kritisches Reagens auf Dotter anwenden zu können, da wir meiner Ansicht nach von diesen körnerreichen, dotterhaltigen Zellen später auftretende vielkernige Zellen scharf zu trennen haben. Bei allen Autoren spielt die Frage über die Dotternatur oder Nichtdotternatur in den Spongillenzellen sich zeigender Einschlüsse eine grosse Rolle.

Maas und Delage haben versucht, die Lösung dieses Streites durch Doppelfärbungen herbeizuführen, gelangen aber bei denselben Tinctionsmitteln zu gerade entgegengesetzten Resultaten (4, p. 425). Meine Experimente mit diesem Hülfsmittel haben auch zu keinem Erfolge geführt. Die besten Bilder erhielt ich noch mit Mischungen von Eosin und Methylengrün; jedoch war auch hier meistens schon bei mittlern Vergrösserungen eine scharfe Bestimmung, ob die Einschlüsse rosa oder blau gefärbt seien, in Folge des leicht bläulichen Tones, den das Zellprotoplasma angenommen hatte, nicht möglich.

Je mehr der Dotter verbraucht wird, desto deutlicher lassen sich die Zellen in zwei Sorten unterscheiden, in die Bildungszellen (*bz*, cell. intermédiaires nach Delage) und die Amöboidzellen (*az*, c. amoeboïdes).

Eine bestimmte äussere Form ist für keine der beiden Sorten charakteristisch. Sie fügen sich stets dem ihnen zur Verfügung stehenden Raume ein. Im Allgemeinen kann man nach dem Aeussern nur sagen, dass die Amöboidzellen gewöhnlich grösser als die Bildungszellen sind. Als sicheres Unterscheidungsmerkmal dient der Kern. Dieser zeigt bei den Bildungszellen ein feines, weitmaschiges Chromatingerüst, in dem einige Fäden stärker hervortreten als die übrigen, in dem wir aber keinen deutlichen Nucleolus erkennen können. Der Kern behält selbst nach lang dauernder Tinction immer sein verhältnissmässig blasses Aussehen. Dem gegenüber besitzt der bedeutend

grössere Nucleus der Amöboidzellen einen scharf contourirten, äusserst tinctionsfähigen Nucleolus.

Beide Zellarten spielen im Laufe der Entwicklung eine verschiedene Rolle. Trotzdem möchte ich den Unterschied zwischen ihnen nicht in der scharfen Weise aufrecht halten, wie es DELAGE in seiner Arbeit gethan. Sowohl GOETTE wie MAAS sehen in den Entodermzellen, die sich in der erwähnten Weise von einander unterscheiden, nur verschiedene Entwicklungsstadien ein und derselben Zellform. MAAS hat sogar dies beweisende Uebergänge gesehen. Mir ist es nicht gelungen, solche zu finden. Jedoch ist mir aufgefallen, dass Amöboidzellen sich in desto geringerer Anzahl zeigen, je weiter die innere Ausbildung des Schwammes fortschreitet. Im fertigen Thiere zeigen sie sich im Verhältniss zu frühern Stadien nur selten und vereinzelt, wenn sie auch immer noch einen nicht geringen Bestandtheil des Parenchyms bilden. Ich glaube daher, dass die Amöboidzellen embryonale Gebilde sind, die jeder Zeit in die differenzirteren Bildungszellen sich verwandeln können. Aber ausserdem können die Amöboidzellen noch andere Functionen übernehmen, wie die Bildung der Spicula oder der Geschlechtsproducte. Der Unterschied zwischen den beiden Zellarten ist also kein genereller, sondern nur ein functioneller.

Noch während des Schwärmens der Larve zeigt sich im Entodermkern unter den Bildungszellen eine neue Differenzirung. Es lagert sich nämlich eine, allerdings nicht continuirliche Schicht zwischen das Ectoderm und die übrige Entodermmasse. Diese Zellen (*ep*) lassen sich von den im Innern gelegenen Bildungszellen nur durch ihre abgeflachte Form unterscheiden; jedoch erreichen sie in der freien Larve noch nicht die Form eines Pflasterepithels. Sie umgeben den gesammten Entodermrest, wandern daher auch zwischen die entodermale Höhlendeckenschicht und das Ectoderm ein. Naturgemäss lässt sich gerade über der Höhle das Auftreten dieser neuen Differenzirung genauer verfolgen. In den Figuren 8 a—c habe ich verschiedene Stadien derselben wiedergegeben. Die Zellen können sich, wie man sehen kann (Fig. 8 a), von den übrigen schon absondern, wenn sie noch mit Dotterresten versehen sind. Je mehr der Dotter verschwindet, desto mehr flachen sie sich ab. Wie man in Fig. 8 b sieht, findet man mitunter Uebergangsstadien, in denen einzelne der sich abflachenden Zellen noch geringe Nebeneinschlüsse zeigen. Ist gerade im Umkreis der Höhle diese Schicht besonders deutlich zu erkennen, so kann man doch auch sehr gut am Entodermkern dieselbe

verfolgen. Auf den Schnitten umgiebt sie kranzförmig das ganze Entoderm (Fig. 1 *ep*). Nachdem das Ectoderm während der Metamorphose in das Larveninnere gerückt ist, bildet sich aus dieser peripherischen Entodermschicht die Epidermis der *Spongilla*. DELAGE hat den sie bildenden Zellen daher den Namen der c. épidermiques gegeben. Lediglich aus Bequemlichkeitsrücksichten schliesse ich mich ihm an, ohne den Unterschied zwischen diesen Epidermalzellen und den Bildungszellen so scharf, wie er es gethan, aufzufassen. Die Grössenunterschiede, die er als Trennungsmerkmale anführt, sind nicht derart, um stets gefunden werden zu können. Allzu grossen Werth scheint DELAGE selbst nicht auf die strenge Durchführung des Unterschiedes zu legen; denn in einer nach seiner Arbeit erschienenen kurzen Note (5) sagt er: „La seule chose, qu'il soit permis de mettre en doute, c'est qu'elles (i. e. les c. épidermiques) soient fondamentalement distinctes des éléments de la masse centrale" (p. III).

In der eigentlichen Entodermmasse können sich schon jetzt in grösserer oder geringerer Anzahl kugelförmige, von Bildungszellen regelmässig begrenzte Hohlräume zeigen, in welchen ich trotz der gegentheiligen Behauptung DELAGE's ganz entschieden die ersten Anlagen der Geisselkammer erblicken muss. Ich werde jedoch hierauf erst ausführlicher zu sprechen kommen, wenn ich mich speciell mit der Entwicklung des Höhlen- und Kammersystems befasse.

Ueber die Bildung der Spicula habe ich keine eingehenden Beobachtungen gemacht. Ich kann nur wiederholen, was schon alle Autoren berichtet haben, dass nämlich das erste Auftreten der Nadeln in sehr frühe Zeit fallen muss, da ich auch nicht eine einzige freie Larve gefunden, welche der Spicula vollständig entbehrte. Das letztere das Ectoderm durchbohren, wie GOETTE beobachtet hat, kann ich nicht bestätigen, da ich in den Fällen, in denen ich derartige Vorgänge sehen zu können glaubte, nicht die Möglichkeit eines Artefacts ausschliessen konnte.

Das Auftreten der Spicula und der Kammeranlagen ist kein Kriterium für ein bestimmtes Entwicklungsstadium. Dagegen ist mit der vollendeten Differenzirung der Epidermalschicht der Larve die Möglichkeit gegeben, sich festzusetzen. Nie habe ich eine eben angeheftete Larve gefunden, welche dieser peripherischen differenzirten Entodermschicht entbehrte. Ich glaube daher, eine Larve, welche ihre Epidermalzellen besitzt, wohl mit Recht als eine reife „Normal"-Larve ansehen zu dürfen.

Bevor ich nun zur Betrachtung der Metamorphose übergehe, muss

ich noch kurz die Beschreibungen, welche sich bei den frühern Autoren über die Spongillenlarve finden, mit der meinigen vergleichen.

Nach Goette besteht die Larve aus Ectoderm und Entoderm, welche Ausdrücke ich von ihm für dieselben Anlagen übernommen habe. Obgleich er annimmt, dass in den häufigsten Fällen die peripherische Entodermschicht erst mit der Auflösung des Ectoderms sich besonders differenzirt, und dann auch nur in Anpassung an die neu entstandene Oberfläche (7, p. 15, 44), so legt er anderseits doch Werth darauf, dass schon unter dem noch erhaltenen Ectoderm die abgeflachten Zellen sich zeigen (p. 6, 14). Vollständig schliesse ich mich ihm in dem an, was er über die ungleich fortgeschrittene Differenzirung des Entoderms in den verschiedenen Larven sagt. Wenn man nur eine etwas grössere Anzahl von Larven beobachtet und untersucht hat, wird man die grossen Unterschiede in den verschiedenen Thieren sowohl wie auch den Vorsprung erkennen können, den in jeder Larve die peripherischen Zellen vor den innen liegenden haben.

Wenn Maas diese Thatsachen nicht anerkennt, kann ich ihm darin ebenso wenig folgen wie in seiner ganzen Auffassung, die er über die Larve gewonnen hat. Obgleich er allerdings ausdrücklich feststellt, dass die drei differenzirten Gewebsschichten von ihm nicht als wirkliche Keimblätter aufgefasst würden, haben seine Untersuchungen zu dem Resultat geführt, dass die Entodermhöhle eine Gastrulationshöhle sei, dass ferner das sie auskleidende Plattenepithel Entoderm und die Hauptmasse der Larve Mesoderm „in geläufiger Terminologie“ genannt werden dürften (12, p. 534). Diese schematische Auffassung zieht sich mit all ihren verderblichen Folgen wie ein rother Faden durch seine ganze Arbeit und hat ihn, da er in Wirklichkeit eine consequente Durchführung der Keimblätterbildung nicht unterlassen wollte, von vornherein irregeführt. Dass die freie Larve schon Geisselkammern enthalten könne, hat er richtig beobachtet; falsch dagegen ist, wenn er sie als Divertikel der grossen Höhle auffasst (12, p. 535). Natürlich lässt Maas auch die Angabe Goette's, dass die Larven in sehr verschiedenen Reifezuständen zu schwärmen beginnen, nicht gelten. Wenn er stets hat feststellen können (12, p. 536), dass die Differenzirung innen und aussen gleichen Schritt halte, kann ich dem gegenüber nur betonen, dass gar nicht selten die Larven das Ectoderm vollständig entwickelt, das Entoderm dagegen noch aus indifferenten Zellen bestehend zeigen. Maas geht aber noch weiter in seinen Behauptungen; denn nach ihm

soll die freischwärmende Larve dem ausgebildeten Schwamm sehr nahe kommen (p. 540). Ja es soll sogar, „wenn die äussere Zellschicht ihren definitiven Charakter erreicht und ihre Wimpern gebildet hat, auch ein entwickeltes Canalsystem vorhanden" sein und nur die mittlere Schicht soll dann noch einiges Dottermaterial enthalten (p. 536). Wie Maas zu einem solchen Urtheil gekommen, ist mir unverständlich. man müsste geradezu die Annahme machen, dass er eine sich während des Larvenlebens unglaublich rasch entwickelnde Varietät unter Händen gehabt hat oder dass er selten sich zeigende Fälle — dass sie vorkommen können, kann ich nicht leugnen — als normale, gewöhnliche Fälle aufgefasst hat.

Die Maas'sche Auffassung der Larve hat schon Delage zurückgewiesen. Obgleich er in Wirklichkeit auch drei Keimblätter annimmt, nur mit der Einschränkung, dass er ihnen nicht die typischen Namen beilegt, hat er in durchaus berechtigter Weise das Höhlenepithel als zu der gesammten Innenmasse gehörig angesehen. Dagegen möchte er in der Epidermalschicht, deren Bedeutung für die weitere Entwicklung er richtig erkannt hat, ein besonderes Keimblatt erblicken.

Thatsächlich ändern ja diese theoretischen Erörterungen an den Befunden nichts. Die anatomische Beschreibung, die ich von der Larve gegeben habe, schliesst sich vollkommen an die Delage's an. Und doch besteht in der Auffassung eines Vorkommnisses ein fundamentaler Unterschied. Delage behauptet nämlich, dass die von mir als Kammeranlagen aufgefassten Hohlräume als Homologa der Entodermhöhle verschwänden. Für ihn giebt es keine Geisselkammern in der freien Larve. Er erklärt die Larven, welche derartige Höhlenbildungen in grosser Anzahl zeigen, mindestens für Anomalien, wenn nicht sogar für pathologische Erscheinungen (p. 352).

Hierin muss ich ihm widersprechen. Hätte Delage die Larven so lange schwärmen lassen, bis sie sich freiwillig ansetzten, hätte sich ihm wohl eine andere Auffassung aufdrängen müssen. In seiner Methode erblicke ich die Ursache für die falschen Resultate, zu denen er gelangt ist. Ich muss hier kurz auf diesen Punkt eingehen. Delage veranlasste seine freischwärmenden Larven, deren Alter sich bei der von ihm angewandten Methode auf höchstens 12—15 Stunden belaufen konnte, künstlich dazu, sich festzusetzen, indem er die Wasseroberfläche unter sorgfältiger Entfernung jeder Luftblase mit Glasplättchen bedeckte. Dabei konnten sich natürlich nur diejenigen Larven festsetzen, welche bereits eine differenzirte Epidermoidalschicht besassen. Obwohl diese mitunter erst sehr spät auftreten kann, wenn

die Entodermmasse schon die Anlage der Kammern zeigt, findet man sie in der Regel dort sehr früh, vor jeder weitern Differenzirung des Entoderms. Deshalb bilden unter den jüngern Stadien auch die Larven, welche nur die Differenzirung der Epidermoidalschicht ohne jede Spur von Geisselkammern zeigen, die bedeutende Mehrheit. Als nothwendige Folge dieser Thatsache bildeten die erzwungener Weise angesetzten Larven ihre Epidermis rasch aus, während das Entoderm die Metamorphose natürlich in seiner normalen Weise durchmachen und dabei bedeutend hinter der Ausbildung der Oberhaut zurückbleiben musste. In Folge dessen trat zu einer Zeit, wo das Ectoderm schon von Entodermzellen aufgenommen war, ungefähr am 2. Tage, die Anlage der Kammern auf. Zeigte sie sich früher, so konnte sie allerdings bei der Seltenheit dieses Falles als eine vorübergehende, unwichtige oder pathologische Erscheinung aufgefasst werden. Da bei der Bildung der Geisselkammern im Allgemeinen die bei der Rückbildung des Ectoderms auftretenden vielkernigen Zellen entweder schon verschwunden oder doch schon im Verschwinden waren, so konnte es allerdings nahe liegen, diese Vorgänge in Zusammenhang mit einander zu bringen; Delage hat es auch gethan.

Im Gegensatze zu Delage fing ich aus meinen Aquarien immer nur einen Theil der schwärmenden Larven heraus. Es waren daher schon am zweiten Tage nach der Einsetzung der trächtigen Spongillen Larven von sehr verschiedener Schwärmzeit vorhanden. Dem Zufall blieb es überlassen, ob ich ältere oder jüngere Exemplare fing. Setzte ich die gefangenen in Standgläser, so hefteten sich bald Larven an die Blätter der vorhandenen Wasserpest an, jedoch lange nicht in der Menge wie bei der Methode Delage's. Da so die Larven schwärmen konnten, bis sie sich freiwillig ansetzten, ist es nicht wunderbar, dass sowohl meine freien Larven als auch die eben festgesetzten einen andern Anblick bieten konnten, als Delage es beschreibt. Ich traf in den sich abflachenden Larven so oft Geisselkammern und zwar mit sichtbaren Geisseln an, dass ich sie nicht für abnorme, sondern höchstens für ausnahmsweise früh aufgetretene Erscheinungen ansehen kann. So erhielt ich auch, was Delage nicht erhalten hat: Larven mit Geisselkammern und vollständigem oder doch noch zum grossen Theil erhaltenem Ectoderm. Da dadurch meiner Ansicht nach der Zusammenhang der Geisselkammerzellen und des Ectoderms aber nicht mehr aufrecht erhalten konnte, konnten für mich auch die vielen Bilder, welche mir eine ectodermlose, vielkernige Zellen enthaltende

Entodermmasse ohne jede Kammeranlage zeigten, nicht die Bedeutung haben wie für Delage.

Es ist klar, dass Verhältnisse, wie er sie den Larven geboten, völlig „abnorme“ waren; es können daher die Resultate, welche er aus seinen Beobachtungen gewonnen, nicht mehr den festen sichern Werth haben, den er für sie bei seinen Schlussfolgerungen fordert.

b) Das Ectoderm und die Bildung der Epidermis.

Nach einer Schwärmzeit, deren Dauer jedenfalls grossen Schwankungen unterworfen ist, setzt sich die Larve an einem ihr passenden Gegenstand fest. Im Allgemeinen kann man, wie schon Maas angiebt, die Länge des freien Lebens auf ungefähr 24 Stunden angeben. Doch habe ich, ohne mich speciell mit diesem Punkt zu befassen, folgende Ausnahmen beobachtet.

Eines Morgens fand ich zahlreiche Larven in einem Aquarium schwärmend, in welches ich erst am vorhergehenden Abend einige trächtige Spongillen eingesetzt hatte. Ausserdem fand ich aber an einem Blatt, welches auf der Oberfläche des Wassers schwamm, eine Anzahl — 29 Stück — festgesetzt! Dem gegenüber kann ich Fälle anführen, in denen ich isolirte Larven drei Tage schwärmend beobachten konnte. Erst dann setzten sie sich, während einer Nacht gewöhnlich, an und entwickelten sich darauf zu kleinen regulären Schwämmchen.

In den meisten Fällen setzt die Larve sich mit dem Scheitelpol oder mit einem Punkte in der Nähe desselben fest. Vor der Anheftung pflegt sie sich in immer langsamer werdender Bewegung dem Objecte, welches sie für ihr Festsetzen sich auserwählt hat, zu nähern, bis sie in unmittelbarer Berührung mit ihm zu sein scheint. Dann hört die Bewegung, welche schliesslich nur noch eine auf dem Fleck rotirende war, plötzlich auf; die Larve hat sich festgesetzt. Das Schlagen der Geisseln hält noch längere Zeit an, während schon ein äusserst feiner, durchsichtiger Hof um die Larve auf dem Gegenstand, auf dem sie sich angeheftet, auftritt. Er besteht aus amöboid fortkriechenden Zellen, die, wie ich schon am lebenden Thiere beobachtete und in Dauerpräparaten über jeden Zweifel sicher stellen konnte, aus der innern, entodermalen Masse stammen. Immer neue Pseudopodien bildend, verlieren die äussersten Zellen mitunter ganz den Zusammenhang unter einander und mit der Hauptmasse; nachfolgende Zellen sind bemüht, die verlorene Verbindung wieder herzustellen, was aber nicht immer gelingt. Langsam und allmählich hört dieses reizende Spiel auf.

An Schnitten lässt sich feststellen, dass der auf diese Weise sich bildende Hof von Epidermalzellen gebildet wird, welche sich aus vielen kleinen oder aus einer grössern Lücke, die das Ectoderm an der Berührungsstelle oder in ihrem Umkreise aufweist, sich hervordrängen. Sie breiten sich in äusserst feiner Schicht auf der Unterlage aus und nehmen vollständig den Charakter der definitiven Epidermis an. Eine wirkliche Befestigung der Larve an die Unterlage findet erst durch diese hervorquellenden Epidermalzellen statt, wenn auch durch den ersten Anstoss das Ectoderm getroffen wird, welches aber nur eine äusserst lockere Befestigung vermittelt. Hat noch keine Befestigung durch entodermale Zellen stattgefunden, so ist es überaus schwierig, die Larven auf ihrer Unterlage zu conserviren, da schon die leiseste Schwankung der Flüssigkeit genügt, die leichten Thiere abzulösen.

Während diese Hofbildung auftritt, flacht sich die Larve zu einem ganz niedrigen Kuchen ab, der den sie ursprünglich umgebenden Hof ganz oder doch bis auf einige Reste bedeckt. Dabei ist auch die Höhle immer kleiner geworden, indem sie mehr und mehr eine spaltförmige Gestalt angenommen (Fig. 2); dieser Process endigt mit dem vollständigen Schwund des Hohlraumes (Fig. 3 u. ff.). Das ihn auskleidende Epithel gewinnt seine indifferente Bildungszellennatur wieder und es ist nach dem vollständigen Höhlenschwund keine Spur mehr von ihm zu entdecken. Unterdessen macht sich am Ectoderm ein überaus interessanter Vorgang bemerkbar. Bald nach der Anheftung der Larve zeigt es sich überall in der Auflösung begriffen. Wie die Ectodermzellen an der Ansatzfläche des Thieres ihren festen Zusammenhang aufgegeben haben, so entstehen auch an der freien Oberfläche zwischen ihnen Lücken. Nach Verlust, resp. Einziehung ihrer Geisseln, welcher bald nach der Anheftung der Larve eintritt, runden die einzelnen Zellen sich mehr oder weniger ab, an einzelnen Stellen zieht sich das Ectoderm zu massigen regellosen Haufen zusammen, an andern bildet es unregelmässige Falten und Buchten. Hier befinden sich Ectodermzellen noch in ihrer ursprünglichen Lage, dort erscheinen andere von entodermalen überlagert. Ueberall zeigen die Epidermalzellen das Bestreben, an die freie Oberfläche zu gelangen, während das Ectoderm von ihnen überwachsen in das Innere der Larve gelangt, sei es in verschiedenen grössern oder kleinern Haufen, sei es hier und da auch als vereinzelte Zellen. Häufig nehmen auch die Faltungen des noch in Zusammenhang gebliebenen Geisselepithels einen bedeutenden Umfang an. Besonders leicht zeigt sich

diese Erscheinung in der Nähe des Befestigungspoles. Dann bildet sich eine förmliche Fusszone von Ectodermzellen in der Larve, sobald die Zellgrenzen unklar geworden sind. Wir erhalten dann Bilder, welche lebhaft an die Figuren von *Esperia* in der Maas'schen Arbeit (14) erinnern.

Oft erwecken auch derartige Präparate den Eindruck, als ob eine Zusammenziehung des Ectoderms nach einem einzigen Punkt hin erfolgt sei. Leider sind mir keine einen solchen Process klar beweisenden Objecte bei meinen Untersuchungen begegnet. Doch sprechen meines Erachtens die Fig. 9, 18 und 20 in Goette's Arbeit (7) für ein Vorkommen dieser Art der Ectodermeinwanderung. Auch habe ich, wenn auch nur selten, Larven angetroffen, deren Ectoderm in einem Zustande sich zeigte, welcher wohl als Einleitung für eine einheitliche Einwanderung des gesammten Epithels aufgefasst werden konnte.

Nachdem nun die Epidermalzellen theils durch die Zusammenziehung des Ectoderms, theils durch eigenes Wandern, indem sie sich durch Lücken des Geisselepithels aus dem Innern herausdrängen und sich über dasselbe lagern, an die Oberfläche gelangt sind, beginnen sie sofort, sich zur Bildung der definitiven Oberhaut zusammenzulegen. Sie treten in Verbindung mit einander, flachen sich ab und überziehen schliesslich die ganze Oberfläche des Schwammes als feines Plattenepithel (Fig. 4, 5, 12, 15). An der Peripherie schliessen sie sich an das Epithel der Unterfläche an.

Die Einwanderung des Ectoderms scheint immer einzutreten. Ich habe wenigstens nie Bilder erhalten, welche einer solchen Auffassung irgend widersprachen. Weder konnte ich eine Atrophie des Ectoderms an Ort und Stelle, noch ein Abgeworfenwerden desselben beobachten. Auch das von Goette festgestellte Abgleiten der festgesetzten Larve von dem Ectoderm der Ansatzfläche ist mir nicht in meinen Präparaten begegnet.

Sobald das Ectoderm von der Oberfläche verschwunden ist und seine Zellen sich im Innern der Larve befinden, scheint sich der etwa noch vorhandene Zusammenhang zwischen ihnen vollständig zu lösen. Das ganze Thier zeigt sich dann häufig vollständig durchsetzt von den deutlich erkennbaren Ectodermkernen.

Um diese Zeit treten die von Maas angeführten unregelmässig geformten Zellen mit gekörntem Protoplasma (12, p. 548) auf. Diese Zellen weisen sich durch die Structur ihres Kernes als echte Amöboidzellen aus. Maas hat dagegen angenommen, dass sie Neubildungen

oder neu aufgetretene Differenzirungen seien. Sie besitzen ausser ihrem Kern eine wechselnde Anzahl äusserst tinctionsfähiger kleiner Einschlüsse. Delage hat nun, wie ich glaube, überzeugend nachgewiesen, dass diese Einschlüsse auf die Ectodermkerne zurückgeführt werden müssten (4, p. 424 ff.).

Ich bezeichne diese Zellen daher als vielkernige Zellen. In einem gewissen Stadium, und zwar nach der Einwanderung des Ectoderms, treten sie überaus zahlreich auf; je häufiger sie sich zeigen, um so seltener findet man im Fladen noch freie Ectodermkerne. Letztere werden von den Amöboidzellen umflossen und aufgenommen. Da jedoch dieser Vorgang am lebenden Thier nicht direct beobachtet werden kann, so macht sich hier wieder der Mangel von kritischen Dotterreagentien fühlbar; denn a priori ist natürlich eine etwaige Dotterneubildung, wie sie bei der Gemmulation auftritt, nicht auszuschliessen.

Viele Arbeit, viel Mühe würden dem Beobachter erspart werden, wenn durch bestimmte Reactionen die Natur der Einschlüsse vollständig zweifellos hingestellt werden kann. Goette hat diese vielkernigen Zellen für dotterhaltige angesehen, Maas kam auf Grund seiner Doppelfärbungen zu demselben Resultat (p. 548). Auf dieselben Versuche stützt sich aber Delage und hält die Kernnatur der Einschlüsse für sicher. Ich muss mich vollständig letzterm Autor anschliessen. Alle meine Beobachtungen sprechen dafür, dass die Ectodermzellen von den Amöboidzellen thatsächlich gefressen werden.

Aber auch die vielkernigen Zellen ändern in der fortschreitenden Metamorphose wieder ihr Aussehen. In vielen von ihnen färben sich die Kerne, welche von dem vollzogenen Fressacte noch Zeugniss ablegen können, nicht so stark, wie in andern; auch verlieren sie oft ihre scharfen Contouren. Andere Amöboidzellen zeigen ein überaus grob, noch andere ein bedeutend feiner granulirtes Protoplasma. Kleinere und grössere Granula liegen neben charakteristischen Ectodermkernen in der Zelle eingeschlossen. Je geringer die Anzahl letzterer ist, desto mehr nimmt — selbstverständlich bis zu einer bestimmten Grenze — die Tinctionsfähigkeit des Protoplasmas zu (Fig. 16 a—c). Vergleicht man alle diese Erscheinungen unter einander, so kann man sich nicht dem Eindruck entziehen, dass sie alle Anzeichen von einer mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Degeneration der Ectodermkerne sind, dass diese mit andern Worten von den Amöboidzellen verdaut werden.

Mitunter scheint die Rückbildung der Ectodermzellen schon vor der Aufnahme in die Amöboidzellen zu beginnen. Ich fand nämlich ab und zu ausserhalb der Entodermzellen Haufen kleiner Granula, zwischen denen noch unversehrte freie Ectodermkerne sichtbar waren. Der Umstand, dass diese Granula denselben Eindruck wie die der Amöboidzellen machten und dass ich sie nur bei einer einseitigen Anhäufung des Ectoderms in der Fusszone vorfand, könnte wohl für die Ansicht sprechen, dass wir es hier mit einem Zerfall der Ectodermkerne ausserhalb der Entodermzellen zu thun haben. Denn eben diese einseitige Anhäufung würde wohl schon den Amöboidzellen den Aufnahmeprocess erschweren können, so dass der Zerfall, welcher mit der Einwanderung der Ectodermzelle eingeleitet worden ist, rascher vor sich geht, als die Fresszellen ihre Arbeit durchführen können. Auch Delage hat darauf hingewiesen, dass die Veränderungen, welche am Kern der Ectodermzelle sich zeigen, schon vor der Aufnahme letzterer in die Amöboidzelle beginnen können (4, p. 424).

Ob nun in oder ausserhalb einer solchen — jedenfalls verschwinden allmählich die Ectodermzellen im Innern der festsitzenden Larve, so dass sie für die weitere Entwicklung eine Bedeutung unmöglich haben können.

Diese die Schicksale des larvalen Ectoderms betreffenden Beobachtungen stehen nicht alle im Einklang mit denen der frühern Autoren.

Was zunächst Goette betrifft, so geht nach ihm die Festheftung der Larve durch die Zellen der Höhlendeckenschicht vor sich. Ist dieses auch nicht ganz genau aufrecht zu halten, so ist doch das Wesentliche dieser Angabe richtig, indem die entodermale Natur der Randzone festgestellt ist. Zu demselben Resultat gelangt Delage, jedoch mit der von mir bestätigten Angabe, dass die amöboiden Zellen des nach der Anheftung entstehenden Hofes aus der epidermalen Schicht stammen.

Diesen Angaben stehen diejenigen von Maas wieder gegenüber. Ihm scheint „schon aus mechanischen Gründen“ (12, p. 544), die er aber näher auszuführen nicht für nöthig erachtet, die Goette'sche Behauptung, dass die Randzone entodermal sei, schwer haltbar. Er erklärt sie für ectodermal. Mit Hülfe seines Horizontalmikroskops konnte er am lebenden Thier feststellen (p. 542—544), wie die Ectodermzellen amöboid werden. Jedoch stimmen diese Feststellungen einfach mit den wirklichen Vorgängen nicht überein. Mir ist es unverständlich geblieben, wie Maas auf die Beobachtung am lebenden

Thier so grossen Werth legen kann. Obwohl eine Controlle etwaiger Befunde an derartigem Material durchaus angebracht ist, so muss doch schon bei einer oberflächlichen Betrachtung der Mangel, den solche Untersuchungsmethoden nothwendig bei der Undurchsichtigkeit der Larve mit sich bringen, erkannt werden.

Bei der von allen Autoren beobachteten Abflachung der Larve haben GOETTE und DELAGE den vollständigen Höhlenschwund constatirt. Dieser ist so gründlich und tritt so regelmässig auf, dass es geradezu unbegreiflich ist, wie er MAAS hat entgehen können. Seine Angabe (12, p. 549), dass die Höhle immer mehr verstreicht und ihr Lumen in das dichtere Gewebe, das sich in sie senkt, hineinsendet, ist leider nicht durch eine beweiskräftige Abbildung unterstützt. Denn seine Fig. 27 kann als „aus verschiedenen Schnitten combinirt" dieses Prädicat nicht für sich in Anspruch nehmen. Sie kann nur als ein Schema für den Vorgang aufgefasst werden, wie ihn der Autor sich denkt. Dasselbe gilt von Fig. 35. An keiner Stelle ist eine Erwähnung der Thatsache zu finden, dass sehr häufig Larven während der Metamorphose keine Spur von Hohlräumen zeigen.

Der Process der Ectodermeinwanderung ist zuerst von DELAGE in richtiger Weise beschrieben worden, während GOETTE als erster den entodermalen Ursprung der definitiven Epidermis erkannt hat. Aber er liess das Ectoderm durch Abwerfung oder Atrophie an Ort und Stelle verloren gehen, eine Angabe, welche zwar im allgemeinen Ergebniss mit meinen Befunden sich vereinigen lässt, für die ich aber unter meinen Präparaten keine Bestätigung habe finden können. Bei MAAS ist selbstverständlich über irgend einen Untergang von Ectodermtheilen nichts erwähnt. Seiner Ansicht nach findet bei der Abflachung der Larve eine so bedeutende Oberflächenvergrösserung statt, dass alle Ectodermzellen nach ihrer Umwandlung in die flachen Epidermiszellen vollkommen Platz finden können! Auch diese Angabe findet er durch die Beobachtung am lebenden Thier bestätigt. Er ging in seiner unrichtigen Annahme eines Zusammenhanges zwischen Ectoderm und Epidermis („Continuität des Ectoderms") soweit, dass er sämmtliche Bilder, durch welche GOETTE zu seinen Resultaten gelangte, als leicht herzustellende Kunstproducte erklärte. Letzterer Angabe widersprechen direct WELTNER's Berichte (20) sowie meine eigenen dahin zielenden Beobachtungen. An lebenden Thieren hält das Ectoderm manche harte Behandlung aus. Nie habe ich gefunden, dass eine Schädigung des Ectoderms eintritt, wenn eine mit der Pipette dem Wasser entnommene Larve wieder in dasselbe fallen gelassen

wird. Allerdings treten bei unvorsichtiger Conservirung und Härtung Schrumpfungen auf, welche natürlich nicht ohne Einfluss auf das Ectoderm bleiben und gerade eine Abblätterung desselben hervorrufen können. Aber die Möglichkeit, solche Bilder künstlich herzustellen, beweist noch lange nicht die „Continuität des Ectoderms". Denn erstens können künstlich herstellbare Bilder in den Präparaten auch auf natürliche Vorgänge zurückgeführt werden, und zweitens ist das Abwerfen gar nicht die einzige Möglichkeit für die Larve, ihr Ectoderm zu verlieren. Die drei Beweise, welche Maas p. 546 für seine Auffassung ins Feld führt, können für mich also diese Bedeutung nicht haben. Der erste, die Beobachtung am lebenden Thier, ist der Natur der Sache nach vollständig unsicher; der zweite, die Möglichkeit künstlicher Herstellung der Bilder, beweist nichts; der dritte jedoch, das Verhalten des Ectoderms auf Schnittserien, hat mir gerade das Gegentheil bewiesen.

Der Umstand, dass die Epidermis bei *Spongilla* entodermalen Ursprungs ist, kann heutigen Tages nicht mehr überraschend sein. Schon Goette wies auf die Notizen Marshall's (15) und Metschnikoff's (16) hin, welche beide eine Atrophie des Ectoderms bei Spongien beobachtet hatten, aber für diesen Vorgang keine andere Erklärung fanden als die Annahme, dass er nur vorübergehend, scheinbar sei. Auch zeigte derselbe Autor, dass *Sycandra* dieselben Umbildungen erleide, dass aber der ganze Process des Ectodermverlustes nur falsch verstanden sei. Kurz vor der Hauptarbeit, jedoch schon nach den vorläufigen Notizen Delage's (2 u. 3), erschien ein kurzer Bericht von Maas über die Entwicklung von *Esperia lorenzi* (14), in welchem er selbst feststellte, dass das larvale Geisselepithel nicht in die bleibende Epidermis übergehe, sondern sich während der Metamorphose in das Larveninnere begebe. Leider lässt die definitive Arbeit noch immer auf sich warten; sie würde jetzt, nachdem Maas seinen alten Standpunkt aufgegeben, wohl eine werthvolle beweisende Ergänzung der Delage'schen Arbeit werden, soweit sie die Ectodermeinwanderung betrifft[1]).

Ueber die weitern Schicksale des Ectoderms gehen Delage's und meine Ansichten weit auseinander. Jener hat den gefressenen Zellen noch eine wichtige Theilnahme an der Ausbildung der *Spongilla* zugewiesen, indem er die aufgenommenen Zellen nach wieder erlangter Freiheit in die Kragenzellen sich umbilden lässt. Gegen eine derartige

1) Siehe Nachwort.

Auffassung der Kammerbildung lässt sich doch mancher Einwurf machen. Wie will Delage z. B. unterscheiden, ob eine Zelle aufgenommen oder freigelassen wird? Zumal er selbst angiebt, dass schon vor der Aufnahme in dem Kerne sich Aenderungen seiner Structur zeigen können!

Von allem bisher über Spongien Bekannten ist der von Delage beschriebene Process der Geisselkammerbildung das allerauffälligste. Dass eine Zelle, welche von einer andern aufgenommen wird, regelmässig nach einer 24stündigen Gefangenschaft wieder freigelassen wird, ist schon eigenthümlich. Aber der Umstand, dass die wieder befreite ihre alte Natur vollständig beibehalten und von ihrer Lebensfähigkeit auch nicht das Mindeste eingebüsst haben soll, erscheint mir unglaublich, selbst wenn der ganze Process der Aufnahme nur einen bequemen Transport der Geisselzellen an ihren definitiven Bestimmungsort bezweckt (4, p. 394).

Gerade in dem Umstand, dass Zellen von andern desselben Körpers gefressen werden, muss man entschieden einen Beweis einer vor sich gehenden Degeneration erblicken; von einer wirklichen Lebensfähigkeit kann da wohl nicht mehr die Rede sein. Nun hat Delage selbst mehrfach erwähnt, dass ab und zu einzelne Ectodermzellen wirklich verdaut würden (p. 393, 426, 430). Ich halte diese Fälle nicht für Ausnahmen, sondern für die Regel. Am besten lassen sich mit meinen Beobachtungen diejenigen Goette's vereinigen, obgleich ich zu einer dem Schlusse dieses Forschers gerade entgegengesetzten Auffassung gekommen bin. Goette erblickte in den vielkernigen Zellen embryonale Gebilde, welche ihren Dotter noch nicht verarbeitet hatten. Derselbe sollte allmählich sich in Kernsubstanz umbilden, worauf dann durch Zellknospung die Bildung der Geisselkammern vor sich gehen sollte. Auf die Unhaltbarkeit dieser Hypothese ist schon von anderer Seite hingewiesen und es wird dieselbe, wie ich aus mündlicher Mittheilung von Herrn Prof. Goette weiss, von ihm nicht mehr aufrecht gehalten. Die von Goette beobachteten Thatsachen lassen sich aber mit meinen Befunden sehr gut in Einklang bringen; nur muss der Process gerade umgekehrt aufgefasst werden. Die Einschlüsse nehmen nicht immer mehr die Kernnatur an, sondern sie verlieren sie mehr und mehr. — Ich erblicke also in den Zellen mit dem grob granulirten Protoplasma, die Goette als Anfangsstadien des Processes ansah, die Endstadien desselben und umgekehrt.

Zu dem Resultat, dass das Ectoderm nicht im ursächlichen Zusammenhang mit den Geisselkammern steht, führen auch die Weltner-

schen Experimente, wenn auch die Mittheilung über dieselben zu unvollständig ist, um sie voll verwerthen zu können.

Den Hauptbeweis für meine obige Ansicht erblicke ich aber in dem Umstande, dass sich wirkliche Kammern schon vor der Einwanderung des Ectoderms in der freien Larve zeigen können. Näher werde ich hierauf im nächsten Abschnitt eingehen.

c) Die weitere Differenzirung des Entoderms.

Unabhängig von den das Ectoderm und die Bildung der Epidermis betreffenden Vorgängen geht die Anlage des ganzen innern Höhlen- und Canalsystems vor sich.

Schon in der freien Larve treten oft einige von Bildungszellen begrenzte Höhlungen in wechselnder Anzahl und Grösse auf. Sie stehen in keiner Weise mit einander in Zusammenhang. Zufälliger Weise können sie, falls sie dicht unter dem Entodermhöhlenepithel liegen, auch eine Verbindung erhalten mit dieser larvalen Höhle, doch ist dieselbe dann stets secundär und darf in keiner Weise als eine nothwendige aufgefasst werden.

Die Existenz dieser kleinen Hohlräume ist von allen Autoren beobachtet worden. Goette und Maas erblickten in ihnen die Anfänge der Kammerbildung. Letzterer führte sie auf Ausstülpungen der „Magenhöhle“ zurück (12, p. 535). All diesen Auffassungen tritt Delage schroff gegenüber, indem er sämmtliche derartige „lacunes“ als Homologa der Entodermhöhle und somit auch als unwichtige vorübergehende Erscheinungen aufgefasst wissen wollte. Trotz der Bemerkung von Maas (12, p. 539), dass an den sie einschliessenden Zellen „nicht immer und auch weniger deutlich als das Collare die Geisseln nachzuweisen“ gewesen seien, schreibt Delage, dass jener Autor überhaupt keine Geisseln gesehen habe; er spricht sich folgendermaassen aus: „Trouvant dans la larve les petites cavités sphériques, il les a prises pour des corbeilles; mais il n'aurait pas dû se prononcer avant de voir des flagellums. Or ces cavités n'en ont jamais.“

Letzterer Behauptung muss ich direct widersprechen; denn ich habe mehrfach theils frei schwärmende, theils erst kurze Zeit festsitzende Larven angetroffen, welche charakteristische Kragenzellen mit sichtbaren Geisseln zeigten. Ein Präparat, von dem der Durchschnitt Fig. 18 herstammt, wies, trotzdem das Ectoderm noch an der Oberfläche vorhanden war, deutliche zweifellose Geisselkammern auf. Zeigte auch der Zustand des Ectoderms schon geringe Andeutungen der beginnenden Degeneration, so kann man doch unmöglich die Geissel-

kammerzellen mit den noch an ihrem ursprünglichen Platz befindlichen Zellen des larvalen Geisselepithels in irgend welchen Zusammenhang bringen. Auch gegen die Behauptung Delage's, dass bei Beginn der Kammerbildung ganz regelmässig alle Ectodermzellen von den Amöboidzellen aufgenommen seien, sprechen viele Larven, die schon fertige Kammern zeigen, während Theile des Ectoderms noch in ihrer ursprünglichen Lage vorhanden waren. Vergleicht man ferner (Fig. 17) die Einschlüsse der vielkernigen Zellen mit den Kernen der Geisselkammerzellen, so ist es fast unmöglich, an einen directen Zusammenhang dieser Gebilde zu denken. Denn auch abgesehen von dem Eindruck der Degeneration, den die Ectodermkerne in den Amöboidzellen machen, schliesst schon der Grössenunterschied zwischen ihnen und den Kernen der Kragenzellen den Gedanken an einen Uebergang ersterer in letztere aus.

Ich muss daher an dem Standpunkt von Goette und Maas festhalten, dass die Geisselkammern aus den in der Larve auftretenden kugligen Hohlräumen hervorgehen. Die Hohlräume selbst muss ich für selbständige Producte der Bildungszellen ansehen. Interessant ist es, dass Maas in den schwärmenden Larven von *Esperia* ähnliche Lacunen gefunden hat, welche er auch hier mit den spätern Geisselkammern in Verbindung bringt.

Für die Entwicklung der Kammern liegen verschiedene Möglichkeiten vor. Entweder können alle zu einer Kammer gehörigen Zellen an Ort und Stelle aus einer einzigen Bildungszelle entstehen und dabei einen mehr oder weniger compacten Zellhaufen bilden, in dessen Innerm die Höhle sich nach und nach ausbildet. Oder sie können durch Wanderung von verschiedenen Punkten an ihren Platz gelangen und sich erst dann zur Bildung der Kammerwandung zusammenlegen. Welcher Fall bei *Spongilla* typisch ist, das zu entscheiden ist mir trotz aller Bemühung nicht gelungen.

Möglich, wenn auch nicht gerade wahrscheinlich, ist es immerhin, dass beide Fälle neben einander vorkommen. Für die erste Annahme sprechen die kugelförmigen Zellenhaufen, die sich in jungen Larven nicht gerade selten finden; es ist mir aber nicht geglückt, häufig Theilungsfiguren dabei zu erblicken. Der zweite mögliche Fall könnte begründet werden durch Bilder, in welchen man Bildungszellen perlschnurartig in nicht geschlossenen Bogen an einander gereiht, oder Vacuolen, welche von pseudopodienbildenden Zellen nicht ganz geschlossen begrenzt werden (Fig. 2, 3, 4), findet. Principieller Werth liegt in einer bestimmten Entscheidung wohl nicht.

Von frühern Autoren hat Goette sich dem Wesen der Sache nach für die erste Annahme erklärt, ebenso hat Zykoff dieselbe Bildungsweise der Kammern bei der Entwicklung der *Spongilla* aus der Gemmula constatirt (21). Auch Delage stellte sich 1890 noch auf diesen Standpunkt (2, p. 656).

Haben die Kammern sich isolirt gebildet, treten sie secundär unter einander und mit den sich nun auch bildenden Subdermalräumen in Zusammenhang. Sämmtliche Verbindungscanäle sind natürlich auch entodermalen Ursprungs, indem ihre Wandungen von sich abflachenden Bildungszellen ausgekleidet werden.

Wie schon oben bemerkt, kann das Auftreten der Kammern schon in der freien Larve beginnen, doch finden wir auch andrerseits sehr häufig ganz flache Kuchen, welche gar keine oder nur ganz geringe Andeutung dieser Bildungen aufweisen. Gerade da fällt dem Beobachter die Richtigkeit der von Goette erwähnten, von Maas bestrittenen Thatsache auf, dass „eine bestimmte Regel über die Reihenfolge der Entwicklungserscheinungen und ihre Verbindung mit den biologischen Zuständen bei *Spongilla* durchaus vermisst“ wird (7, p. 6). Wie Maas hat auch Delage diesen Punkt als nicht richtig hingestellt. Ihnen gegenüber muss ich betonen, dass man in einer grössern Anzahl von Larven die verschiedensten Combinationen bestimmter Entwicklungserscheinungen findet. So trifft man freie Larven mit Epidermalschicht ohne Kammerbildung oder mit beiden Erscheinungen oder — allerdings ein seltener Fall — mit letzterer ohne erstere. In Folge dessen ist an den festsitzenden Larven auch eine bestimmte Verbindung der verschiedenen Ausbildungsstufen der Epidermis mit entsprechenden der Kammern unmöglich festzustellen.

Dadurch, dass die Epidermis nach ihrer vollendeten Ausbildung sich von den unter ihr liegenden Zellen weit abhebt, bildet sich der um den ganzen Schwamm herum zu verfolgende Subdermalraum. Dieser Vorgang wird durch die die Oberhaut zeltartig emporhebenden Nadeln nicht unwesentlich unterstützt (Fig. 6). Von einer von mehrern Autoren erwähnten Cuticularmembran habe ich bis zu diesem Stadium nichts mit Sicherheit constatiren können.

Während der fortschreitenden Differenzirung des Larveninnern zeigt sich auch eine Aenderung der ganzen Intercellularmasse, welche, mehr und mehr tinctionsfähiger werdend, sich in die gallertige Substanz umwandelt. Schliesslich besteht aus ihr der grösste Theil der *Spongilla*.

Die Bildung des Osculums und der Poren zeigen das Ende der Entwicklung an: wir haben die junge *Spongilla* vor uns (Fig. 7).

Ob, wie GOETTE angiebt, Osculum und Poren homologe Bildungen sind oder nicht, wie es DELAGE's Ansicht ist, konnte ich nicht entscheiden.

Ist nun der Schwamm fertig entwickelt, besitzt er ein ganz anderes Aussehen, eine ganz andere Differenzirung als die freie Larve. Besonders haben die Zellkerne fast alle ihre Structur verändert, so dass, ohne die Metamorphose verfolgt zu haben, der Zusammenhang zwischen den Kernen der larvalen Bildungszellen einerseits, den langgestreckten Kernen der Epidermiszellen sowie den kleinern, stark tinctionsfähigen Kernen der Geisselzellen andrerseits nicht erkennbar ist. Diese Structur- und Gestaltsveränderungen müssen wir mit Aenderungen der Functionen in Zusammenhang bringen.

Es erübrigt hier nur noch eine kurze Notiz über die Zeitdauer, der die Larve zur Ausbildung bis zum fertigen Schwamm benötigt, zu geben. Jedenfalls ist dieselbe eine sehr variirende, da sowohl das Ausschwärmen wie auch die Anheftung in ganz verschiedenen Reifezuständen erfolgen kann.

Wir dürfen deshalb, worauf auch GOETTE schon hingewiesen hat, den Beginn der Metamorphose nicht von dem Momente der Anheftung abhängig machen.

Im Allgemeinen habe ich gefunden, dass die für die Untersuchung wichtigsten Stadien unter den 1—2 Stunden festsitzenden Larven angetroffen werden.

Die Anheftung hängt nicht, wie GOETTE geglaubt hat, allein von äussern zufälligen Bedingungen ab. Dahingestellt muss ich es lassen, inwieweit die Temperatur und die chemische Beschaffenheit des Wassers von Einfluss ist. Immerhin halte ich für die erste Bedingung der Möglichkeit, dass die Larve ihr freies Leben beendigt, die vollendete Differenzirung der Epidermalschicht. Ist dieselbe der Kammerbildung vorausgeeilt, so nimmt die festsitzende Larve eine längere Zeit bis zur vollendeten Entwicklung in Anspruch. Bildet sich aber die peripherische Schicht erst während der Kammerbildung aus, so können wir binnen wenigen Stunden nach der Anheftung eine junge *Spongilla* erhalten.

Die Verdauung des Ectoderms geht um so schneller vor sich, je weiter die Differenzirung des Entoderms fortgeschritten ist. Diese Beobachtung ist meines Erachtens nur erklärlich durch die schon

vollendete Ausbildung typischer Fresszellen, welche auf Amöboidzellen zurückgeführt werden müssen.

Findet sich kein der reifen Larve behagender Anheftungsplatz, so kann sie ihr freies Leben unter fortwährender Weiterentwicklung des Entoderms noch eine Zeit lang fortsetzen. Schliesslich aber befestigt sie sich am Oberhäutchen des Wasserspiegels, woselbst sie sich binnen äusserst kurzer Zeit — es genügt oft nur eine halbe Stunde — zu einer fertigen Spongilla ausbildet.

Alle diese Beobachtungen, die mit denen der frühern Autoren in vielfachem Widerspruch stehen, habe ich so häufig gemacht, dass ich an ihrer Richtigkeit keinen Zweifel hegen kann.

d) Resultate.

Vergleiche ich nun noch einmal meine Resultate mit denen von Goette (7, p. 21), Maas (12, p. 550) und Delage, so komme ich zu folgendem Schlusse. Von allen hier in Betracht kommenden Ergebnissen Maas' (3—9) kann ich nur einzig und allein die Angabe bestätigen, dass das Sichfestsetzen der Larven mit dem Scheitelpol geschieht und eine ausserordentliche Abplattung der Thiere zur Folge hat.

Was Goette's Resultate anbelangt, so kann ich ihm darin vollständig beipflichten, dass der fertige Schwamm mit allen seinen Theilen nur aus dem Entoderm hervorgeht, während das Ectoderm zu Grunde geht. Die von ihm constatirte Abblätterung kann ich jedoch nicht bestätigen, das Fehlen der Epidermis an der Ansatzfläche muss ich aber bestreiten. Von Delage weiche ich principiell ab in der Auffassung der Ectodermeinwanderung; er weist dem eingewanderten Ectoderm noch eine grosse Rolle zu bei dem Aufbau des Schwammes. Meine Uebereinstimmung mit ihm bezieht sich nur auf die Einwanderung selbst und die Aufnahme der Ectodermzellen in die Amöboidzellen.

Ich kann daher meine Ergebnisse kurz folgendermaassen zusammenfassen:

1) Die Larve des Süsswasserschwammes besteht aus dem geisseltragenden Ectoderm und dem Entoderm.

2) Die Anheftung der Larve ist abhängig von der Sonderung der peripherischen Entodermschicht (Epidermalschicht), welche auch die Befestigung des Thieres an der Unterlage übernimmt. Sie geht aber unabhängig von der weitern Differenzirung des Entoderms vor sich.

3) Nach der Anheftung der Larve wandert das Ectoderm in die Innenmasse, woselbst seine Zellen von bestimmten Entodermzellen gefressen und verdaut werden. Die Epidermis der *Spongilla* ist entodermaler Herkunft; sie bildet sich aus der Epidermalschicht.

4) Der ganze Schwamm ist auf das larvale Entoderm zurückzuführen.

5) Die Geisselkammern stehen mit der larvalen Entodermhöhle und dem Ectoderm in keinem Zusammenhang. Sie sind selbständige Bildungen, welche schon in der freien Larve auftreten können.

II. Theil.

Theoretische Erörterungen meiner Befunde und Vergleich derselben mit denen Delage's.

Auf Grund meiner Befunde muss ich *Spongilla* aus dem Kreise der Schwämme ausscheiden, deren beide Keimblätter während der Metamorphose erhalten bleiben. Da Delage aber in seiner Embryogenie der Spongien für alle untersuchten Species letzteres Verhalten nachgewiesen zu haben glaubt, scheint die Einheitlichkeit in der Spongienentwicklung aufs Neue in Frage gestellt.

Betrachte ich jedoch alle Resultate Delage's, so glaube ich nach meinen Untersuchungen nicht mehr, dass der von ihm festgestellte Weg der Metamorphose für alle Schwämme der richtige ist. Schon der ganz eigenthümliche Process der Kammerbildung, wie er ihn angiebt, musste Zweifel daran berechtigt erscheinen lassen; dass der ganze Vorgang sich thatsächlich auch in völlig andrer Weise abspielt, konnte ich in meiner Arbeit feststellen. Nach Delage soll aber der wunderbare Fressprocess vor der Kammerbildung gerade bei *Spongilla* am vollkommensten durchgeführt sein; hier sollte keine Geisselzelle sich vor der Umbildung in eine Kragenzelle einer 24-stündigen Gefangenschaft entziehen können. Dadurch, dass aber bei dieser Species die Bildung der Kammern in ganz anderer als der von Delage angegebenen Weise vor sich geht, ist für die andern von ihm untersuchten Arten, welche den Process nicht in so allgemeiner Weise durchgeführt zeigen, ein Verhalten, wie er es festgesellt, nicht gerade wahrscheinlicher geworden. Der einzige Umstand, der überhaupt noch

für die wirkliche Existenz der von DELAGE beschriebenen Vorgänge spricht, ist die mehr oder weniger grosse Uebereinstimmung derselben bei allen von ihm untersuchten Arten. Ich kann mir bei meiner völligen Unkenntniss der Entwicklung von *Esperia*, *Reniera* und *Aplysilla* kein Urtheil über die diesbezüglichen Resultate DELAGE's erlauben; doch dürften Nachuntersuchungen in hohem Maasse auch für diese Schwämme wünschenswerth erscheinen.

Die ganze Auffassung, welche DELAGE sich über den Process selbst gemacht hat (4, p. 394), hängt eng mit seiner Ansicht über die enge Begrenzung der Zellfunctionen und die Vererbung[1]) zusammen. Nach meinen Untersuchungen beruhen alle diesbezüglichen Erörterungen auf falschen Voraussetzungen, da gerade das von DELAGE angeführte Beispiel der Identität der larvalen Geissel- und der definitiven Kragenzellen sich nicht bestätigt.

Eine Kritik der DELAGE'schen Theorie lässt sich in endgültiger Weise erst nach dem in Aussicht gestellten Erscheinen eines grössern Werkes über diesen Punkt geben.

Der Hauptwerth der Arbeit DELAGE's liegt nun natürlich nicht mehr in diesen mannigfachen Einzelheiten, sondern ich erblicke ihn in der Feststellung der von dem Autor allerdings nicht erkannten, bei den Spongien allgemein auftretenden Rückbildung des Ectoderms.

Diese schon von GOETTE als sicher angenommene Degeneration eines ganzen Keimblattes zeigt sich bei allen vier von DELAGE untersuchten Arten. Der Rückbildungsprocess beginnt mit der Einwanderung des Ectoderms in die Innenmasse.

Bei *Spongilla* ist der vollständige Schwund des Ectoderms constatirt. Nehmen wir nun an, dass DELAGE's Beobachtungen an *Esperella*, *Reniera* und *Aplysilla* bestätigt würden, so ist zwar der Vorgang bei ihnen ähnlich aufzufassen, wie der von SCHULZE (19) bei *Sycandra* festgestellte. Hier sollen die Radiärtuben direct aus dem eingestülpten Geisselepithel hervorgehen. Wenigstens glaube ich ihn dahin verstehen zu

---

1) DEL. spricht sich hierüber p. 413 aus: „L'hérédité n'intervient, qu'en fixant la constitution physico-chimique de tous les éléments d'une manière si précise, que chaque cellule est à chaque instant de son évolution en présence de ce dilemme: rencontrer des conditions extérieures identiques à celles qu'a rencontrées la cellule identiquement conformée du parent et réagir contre ces conditions par une modification identique, de manière à poursuivre une évolution totale identique — ou mourir."

müssen, wenn er sagt (p. 288): „Es lassen sich an den innern Cylinderzellen wieder Geisseln erkennen.“ Die Kluft jedoch zwischen *Spongilla* und den marinen Schwämmen ist eine überaus grosse, indem unter den gegebenen Voraussetzungen die vom Ectoderm bei letztern übernommene Function bei ersterer plötzlich dem Entoderm zugefallen sein muss. Diese Differenz wäre meines Erachtens nicht durch die Anpassung der *Spongilla* an das Süsswasserleben allein zu erklären. Dagegen erhält die Annahme, dass das Ectoderm bei allen Schwämmen nach der Einwanderung zu Grunde geht, durch den von Delage bei allen untersuchten Species mehr oder weniger deutlich gefundenen Fressprocess eine überaus kräftige Unterstützung.

Für *Ascetta* und *Sycandra* hat Goette schon einen derartigen Verlauf der Entwicklung als äusserst wahrscheinlich hingestellt. Zu diesen würden sich jetzt die von Delage untersuchten Schwämme gesellen. *Halisarca* und *Oscarella* haben bis jetzt zwar noch keinen Anhaltspunkt für einen Ectodermschwund während der Metamorphose ergeben. Besonders Heider's Mittheilungen über *Osc. loburalis* (8) stehen in schroffem Widerspruch zu der Annahme einer Degeneration des larvalen Geisselepithels. Vielleicht wird aber auch hier eine neue Untersuchung Aufklärung bringen.

Der Process der Ectodermrückbildung veranlasst mich, noch kurz auf die Keimblättertheorie und ihre Anwendung auf die Spongien einzugehen.

Delage hat sich gescheut, den Larvenschichten, deren er drei annehmen möchte, die üblichen Namen Ecto-, Ento- und Mesoderm beizulegen. Ueber diesen Punkt hat er sich in einem längern Capitel ausgelassen. Jedoch ist sein Standpunkt ein durchaus unentschiedener. Sein Gedankengang ist kurz folgender:

Nehmen wir einen fertigen Schwamm und schliessen von seinen Verhältnissen auf die Natur der seine Larve zusammensetzenden Keimblätter, um danach dieselben in entsprechender Weise zu bezeichnen, so erhalten wir eine vollständig ungewohnte Anordnung derselben; das Ectoderm würde von dem aussen liegenden Entoderm und dem zu innerst gelegenen Mesoderm eingeschlossen sein.

Gehen wir anderseits von den bei der Larve vorliegenden Verhältnissen aus, so müssen wir zugeben, dass das Ectoderm die Geisselkammern im fertigen Thier bildet, während aus dem Mesoderm die Epidermis, aus dem Entoderm alle übrigen Bestandtheile hervorgehen. Da aber auch diese Auffassung dem herkömmlichen Gebrauch zuwiderläuft, so folgert Delage, dass die Spongienkeimblätter nicht in

einer den Keimblättern der übrigen Metazoen vergleichbaren Weise differenzirt seien.

Ich glaube nicht, dass dem wirklich so ist. Zuerst müssen wir, bevor wir der Betrachtung der Streitfrage näher gehen, den Standpunkt festlegen, von dem aus dieses geschehen soll.

Schulze hat bekanntlich bei *Sycandra* auf Grund der definitiven Lagebeziehungen im fertigen Thier die Bezeichnung der larvalen Blätter vorgenommen, was ihn zwang, die echte Gastrula als „Pseudogastrula" hinzustellen. Einer solchen Auffassung ist Goette entgegen getreten, indem er darauf hinwies, dass nur die Entwicklungsgeschichte „die Homologie oder die genetische Formgleichheit der Keimtheile und der aus ihnen hervorgehenden Bildungen verschiedener Thiere erschliesse". Nur auf Grund derartig begründeter, wahrer Homologien können wir fruchtbringende Vergleichungen zwischen den verschiedenen Zweigen des Thierreichs resp. den Gliedern derselben anstellen. Obgleich Delage sich nicht auf diesen Standpunkt stellt, halte ich ihn für den allein berechtigten. Goette wie Maas haben, wenn auch in wichtigen Einzelheiten sehr von einander abweichend, gefunden, dass die Gastrula des Süsswasserschwammes eine der der übrigen Metazoen vollständig homologe Bildung sei; Goette hat constatirt, dass ihr Geisselepithel dem Ectoderm einer typischen Metazoengastrula vollkommen homolog sei. Es darf uns daher nichts abhalten, ihm den ihm zukommenden Namen Ectoderm, der Innenmasse den des Entoderms beizulegen; es liegt gar kein Grund vor, eine 3-blättrige Zusammensetzung der Larve anzunehmen. [Nehmen wir aber überhaupt keine echten Keimblätter an, so müssen wir auch diesbezügliche Namen vermeiden, was Maas nicht gethan hat.]

Obwohl nun Delage selbst anführt, dass ein larvales Ectoderm durchaus nicht ein aus ihm hervorgehendes definitives Ectoderm (d. h. Epidermis) bedinge (p. 412), obwohl er ferner zugiebt, dass nicht die definitiven Lagebeziehungen für die Benennung der Keimblätter bestimmend sein dürfen (p. 411), obwohl er ferner die Untersuchungen Goette's über die embryonalen Zustände der *Spongilla* kennt (p. 411), folgert er, dass die Differentiation der Keimblätter bei den Spongien nicht ohne weiteres einen Vergleich mit denen der übrigen Metazoen zuliesse! (p. 416).

Der Schluss hätte ein anderer sein müssen, nämlich der, dass wir in der Spongienlarve ein typisches Ectoderm und Entoderm in normaler Lagebeziehung zu einander haben. Diesen Standpunkt müssen wir trotz aller Vorgänge während der Metamorphose festhalten. Wir sind

dann aber auch zu dem Schlusse gezwungen, dass die Epidermis der Spongien nicht homolog der Oberhaut der übrigen Metazoen ist.

Weil Delage trotzdem die Schichten des fertigen Thieres mit Ecto-, Ento- resp. Mesoderm bezeichnet, ist es für den Leser nicht immer ganz leicht, in den Delage'schen Erörterungen sich zurechtzufinden.

Auch die Erledigung der Frage über die ectodermale Abstammung des Mesoderms geht von dem Standpunkt aus, eine übereinstimmende Bezeichnungsweise der Larvenkeimblätter und der entsprechenden Schichten des fertigen Thieres durchzuführen. Dieselbe Ansicht finden wir bei Maas, wenn er von einem Ectomesoderm der Spongien reden möchte (13, p. 572).

Bei den jetzigen Kenntnissen über die Spongienentwicklung und den mit bestimmten Namen auf das Engste verbundenen Begriffen ist ein derartiger Standpunkt völlig undurchführbar und daher eine Bezeichnungsweise, wie Delage sie versucht hat, nicht aufrecht zu halten.

Soviel über die theoretischen Erörterungen Delage's. Für die Auffassung der Spongienlarve haben sie ebensowenig etwas Neues bringen können, wie etwa meine Befunde. Denn auch dadurch, dass ein seiner Entstehung nach typisches Keimblatt während der Entwicklung der Larve verloren geht, wird sein principieller Werth als solches nicht aufgehoben.

Auf Grund dieser Ueberlegung dürfen wir in den Spongien echte Metazoen erblicken; dass diese aber mit den übrigen Metazoen keine über das Gastrulastadium hinausgehende genetische Beziehung haben, dürfte wohl im Hinblick auf den weitern Verlauf der Entwicklung höchst wahrscheinlich sein.

Gegen die Annahme der Forscher, welche in den Spongien einen getrennt von den Metazoen direct aus den Protozoen hervorgegangenen Stamm erblicken wollen, spricht die beiden Theilen gemeinsame, völlig übereinstimmende Entwicklung des Eies bis zur Gastrula.

Der Standpunkt, auf Grund gewisser Vorgänge in der Entwicklungsgeschichte die Cnidarier und Spongien zu trennen, ist schon von Goette, Delage und Heider befürwortet worden. Dem gegenüber hat Chun (1) noch einmal versucht, beide Zweige gemeinschaftlich im System im engern Kreise unterzubringen. In der Entwicklungsgeschichte, wie sie heutigen Tags bekannt ist, dürfte er aber kaum mehr eine Stütze für seine Ansicht finden, dass „die fixirten Schwammlarven mit ihren radiären Buchten höchst sinnfällige Beziehungen zu den Larven der Hydromedusen darbieten“ (p. 93). Zu dieser Auf-

fassung scheint bisher doch nur die eine auffällige Ausnahme machende Oscarella zu berechtigen.

Wir erhalten nach diesen Erörterungen folgende Schlussfolgerungen:

1) Die Spongien besitzen eine typische Gastrula mit Ecto- und Entoderm, welche typische Lagebeziehungen zu einander haben.

2) Die Umbildung der Spongienkeimblätter entspricht nicht der als typisch bekannten. Das Ectoderm geht nach Anheftung der Larve einen Rückbildungsprocess ein, in Folge dessen nimmt es am Aufbau des fertigen Thieres keinen Antheil.

3) Die Spongien haben mit sämmtlichen übrigen Metazoen keine über das Gastrulastadium hinausgehende genetische Beziehung.

Nachwort.

Die vorliegende Arbeit war als Bearbeitung der von der hiesigen mathematisch-naturwissenschaftlichen Facultät gestellten Preisaufgabe vollkommen fertig gestellt, als Mitte Januar jene lang erwartete Arbeit von Maas erschien: „Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien.“ In diesem Werke hat nun Maas nach erneuten Untersuchungen Folgendes festgestellt.

Nach der Anheftung der freischwimmenden zweischichtigen Schwammlarve findet eine Umkehrung der Schichten statt, weshalb der entodermale Ursprung der Epidermis nicht länger in Frage stehen kann. Nach dieser Umkehrung findet eine Durchwachsung der beiden Schichten statt, soweit das Entoderm nicht zur Bildung der Epidermis verbraucht worden ist. Hierauf sollen die nun in der ganzen Masse der ehemaligen Larve zerstreuten Zellen des frühern Geisselepithels zur Bildung der Kammern verwandt werden.

Hat Maas also auch erfreulicher Weise jetzt die entodermale Herkunft der Epidermis für alle von ihm untersuchten Schwämme — auch für *Spongilla* — zugegeben, so steht er in einem Punkte doch noch auf seinem alten Standpunkt; er weist dem Geisselepithel einen wichtigen Antheil am Aufbau des fertigen Schwammes zu.

Soweit diese Behauptung, für welche ich keinen stricten Beweis in seiner Arbeit finde, die marinen Schwämme anbetrifft, kann ich sie

natürlich nicht beurtheilen. Aber, wie schon gesagt, hat Maas diese seine neue Hypothese auch auf *Spongilla* angewandt. Hierbei hat er natürlich seine ganze frühere Arbeit zurückgenommen oder, wie er sich ausdrückt, manche seiner frühern Beobachtungen anders deuten, andere thatsächlich berichtigen müssen. Da dieses alles an der Hand seiner frühern Abbildungen geschieht, so bedarf es nur einiger kleiner Correcturen oder „anderer Deutung"! So wird, was früher Ectoderm hiess, in einigen Zeichnungen jetzt Entoderm genannt und umgekehrt, mit der Begründung, dass die beiden Schichten schwer zu unterscheiden seien; damit ist der entodermale Ursprung der Epidermis festgestellt!

Das Geisselepithel wird nach der Umkehrung der Schichten im ganzen flachen Kuchen zerstreut und soll dann die Kammern bilden. Da letzteres nach der Durchwachsung geschieht, ist der Beweis natürlich überaus schwer zu führen; man vermisst ihn auch bei Maas.

Dagegen hat er zwei Angaben gemacht, welche nicht für seine Theorie sprechen. Erstens bleibt er insofern auf seinem alten Standpunkt, als er die gelegentliche Anwesenheit von Geisselkammern in der freien Larve vor der Metamorphose zugiebt. Zweitens hat auch er den Fressprocess bisweilen constatirt. Nur versucht er, beide Beobachtungen in seinem Sinn zu deuten. Den Fressact hält er nämlich für eine aussergewöhnliche pathologische Erscheinung, die daher mit der normalen Entwicklung nichts zu thun hat. Die in der freien Larve vorkommenden Geisselkammern sollen nach Maas ausschliesslich und unmittelbar unter dem Geisselepithel liegen; dies soll den Zusammenhang beider erweisen, wie er für *Esperia* ausdrücklich angiebt. Diese Angabe ist aber unrichtig. Ich habe derartige Hohlräume, welche zweifellos Anlagen von Geisselkammern waren, im ganzen Entodermkern der freien Larve gefunden, so dass sie unmöglich im Zusammenhang mit dem Ectoderm stehen können.

In Folge dieser Befunde kann ich doch wohl meine Behauptung, dass das Ectoderm nicht mit den Geisselkammern in irgend welcher Beziehung steht, als haltbarer betrachten, als die Hypothese von Maas; ich muss daran festhalten, dass das Ectoderm keinen Antheil hat an dem Aufbau des fertigen Schwammes.

Literaturverzeichniss.

[In diesem Verzeichniss habe ich nur diejenigen Werke angeführt, auf welche ich in meiner Arbeit verwiesen habe.]

1) Chun, in: Bronn's Klassen und Ordnungen d. Thierreichs, II. Bd. 2. Abth. (Cölenteraten).
2) Delage, Sur le développement des Éponges silicieuses et l'homologation des feuillets chez les Spongiaires, in: C. R. Ac. Sc. Paris, V. 110, 1890.
3) — Sur le développement des Éponges, ibid. V. 112, 1891.
4) — Embryogénie des Éponges, in: Arch. Zool. Exp. (sér. 2), V. 10, 1892.
5) — Note additionnelle sur l'Embryogénie des Éponges, ibid. (sér. 3), V. 1, 1893.
6) Ganin, Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis, in: Zool. Anz. Jg. 1, 1878.
7) Goette, Abhandlungen z. Entwicklungsgesch. d. Thiere, Heft 3: Unters. z. Entw. v. Spongilla fluv. (1886).
8) Heider, Z. Metamorphose d. Oscarella lobularis, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 6, 1886.
9) Korschelt u. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch., V. 1, 1890.
10) Lieberkühn, Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Spongillen, in: Müller's Archiv, 1856.
11) — Beiträge z. Anatomie der Spong., ibid., 1857.
12) Maas, Ueber d. Entw. d. Süsswasserschwammes, in: Zeitschr. wiss. Zool., 1890.
13) — D. Auffassung d. Spongienkörpers, in: Biol. Centralbl., V. 12, 1892.
14) — D. Metamorphose v. Esperia Lorenzi, in: Mitth. Zool. St. Neapel, V. 10, 1892.
15) Marshall, Ontogenie v. Reniera filigrana, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 37, 1882.
16) Metschnikoff, Spongiol. Studien, ibid. V. 32, 1879.
17) Schulze, Ueber d. Bau u. d. Entw. v. Sycandra raphanus, ibid. V. 25 (Suppl.).
18) — Ueber d. Bau u. d. Entw. d. Spongien. Die Gattung Halisarca. ibid. V. 28, 1877.
19) — Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entw. d. Spongien, V. Metamorphose von Sycandra raphanus. ibid. V. 31, 1878.
20) Weltner, Spongillidenstudien II, in: Arch. f. Naturg., V. 1, 1893.
21) Zykoff, Entwicklungsgesch. v. Ephydatia Mülleri aus der Gemmulae, in: Biol. Centralbl., V. 12, 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat am Seibert'schen Mikroskop gezeichnet.

In allen Figuren bedeutet:

ek Ectoderm.
en Entoderm, *en'* Entodermhöhlenepithel.
ep Epidermalzellen resp. Epidermis.
bz Bildungszellen.
am Amöboidzellen, *am'* Amöboidzellen mit Ectodermzellen.
gk Geisselkammern.
g Geisseln.
d Dotterkörper.

Tafel 1.

Fig. 1. Schnitt durch eine freie Larve. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 2. Schnitt durch eine eben angesetzte Larve. Das Ectoderm zeigt den Beginn der Auflösung. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 3. Die Auflösung des Ectoderms ist fortgeschritten; die vielkernigen Zellen treten auf. Die Höhle ist vollständig verschwunden. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 4. Die Abflachung der Larve ist fortgeschritten. Die vielkernigen Zellen durch den ganzen Schwamm zerstreut. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 5. Die Epidermis noch nicht so weit ausgebildet wie in Fig. 4. Jedoch treten die vielkernigen Zellen mehr zurück; das Ectoderm ist fast ganz verdaut. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 6. Der Subdermalraum hat sich entwickelt. Der Schwamm macht den Eindruck einer jungen *Spongilla*. ($^{100}/_{1}$). *sd* = Subdermalraum.

Fig. 7. Auch die Poren haben sich gebildet. Eine junge *Spongilla*. ($^{100}/_{1}$). *po* = Poren.

Fig. 8. Bildung der Epidermoidalschicht. ($^{305}/_{1}$). a. Die zwischen das Ectoderm einwandernden Zellen sind noch stark dotterhaltig. b. Nur wenige (*) der eingewanderten Zellen zeigen noch Dotterreste; die Zellen haben sich mehr abgeplattet. c. Die Epidermalschicht ist ausgebildet.

Tafel 2.

Fig. 9—14. Auflösung des Ectoderms, Auftreten der vielkernigen Zellen und Bildung der Epidermis. ($^{500}/_{1}$).

Fig. 15. Stück der fertigen Epidermis (Längsschn.). ($^{500}/_{1}$).

Fig. 16. Allmähliche Auflösung der Ectodermkerne in den vielkernigen Zellen. Drei verschiedene Stadien. In a hat der Process schon begonnen (vergl. Fig. 11 *am'*); in c ist er fast beendet.

Fig. 17. Stück aus einer fast ausgebildeten Spongillen, um den Unterschied zwischen den Geisselkammerzellkernen und den Einschlüssen der vielkernigen Zellen zu zeigen.

Fig. 18. Querschnitt von einer freischwärmenden, Geisselkammern neben dem Ectoderm zeigenden Larve. ($^{100}/_{1}$).

Fig. 19. Stärker vergrössertes Stück eines andern Schnittes derselben Larve. ($^{500}/_{1}$).

Vita.

Ich, Bernhard Nöldeke, wurde zu Kiel am 25. Juni 1868 als Sohn des dortigen Universitätsprofessors Dr. Theodor Nöldeke geboren. Nachdem mein Vater im Herbst 1872 nach Strassburg einem Rufe an die neugegründete Universität gefolgt war, besuchte ich daselbst das Lyceum von 1874 bis Herbst 1887. Mit dem Zeugniss der Reife entlassen, widmete ich mich naturwissenschaftlichen Studien an den Universitäten Strassburg, Göttingen und Leipzig. Herbst 1892 wurde ich auf den gütigen Vorschlag von Prof. Dr. Goette zum Hülfsassistenten am zoologischen Institut ernannt.

Während meiner Studienjahre waren folgende Herren Professoren und Docenten meine Lehrer: Benecke, Buchka, Bücking, Carrière, Credner, Döderlein, Fittig, Goette, Kohlrausch, Kundt, Leuckart, V. Meyer, Rose, Roth, Schwalbe, Graf zu Solms-Laubach, Tornquist, v. Wagner, Wortmann, Ziegler, Zirkel.

Strassburg i. E., April 1894.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

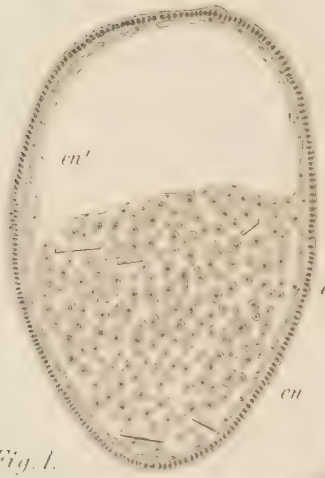


Fig. 1.

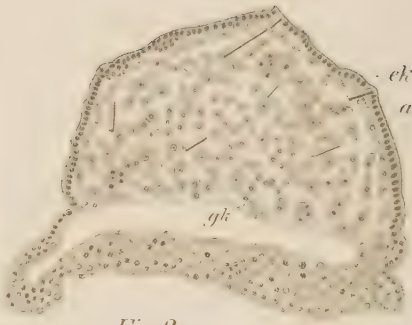


Fig. 2.

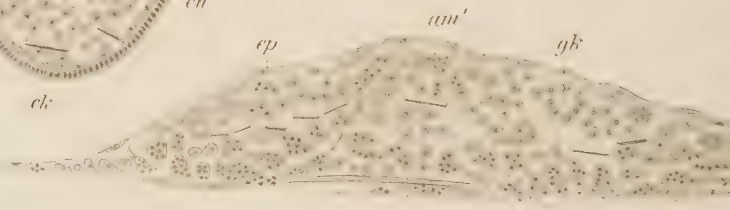


Fig. 4.

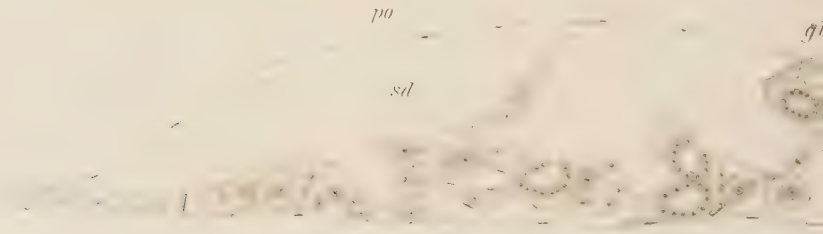


Fig. 7.

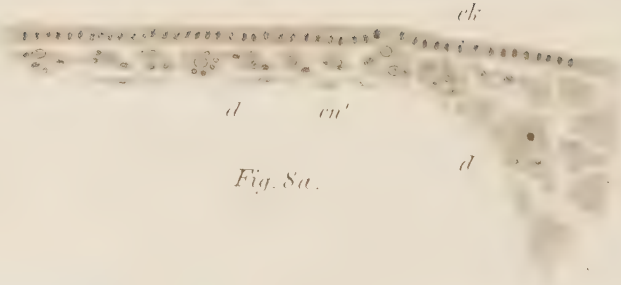


Fig. 8a.

Millego del

Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 8b.

Jena
Gesser Jen.

Fig. 9.

Fig. 11.

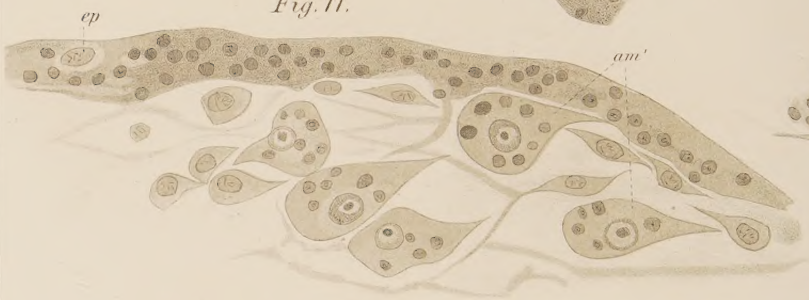
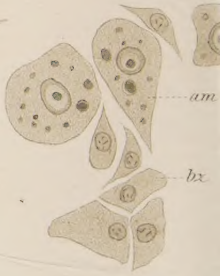


Fig. 13.

Fig. 15.

Fig. 16a.



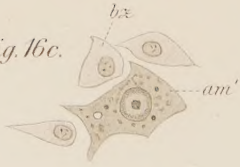


Fig. 16c.

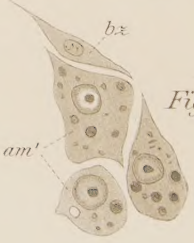


Fig. 16b.

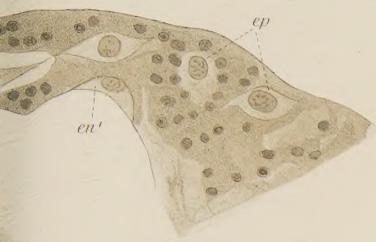
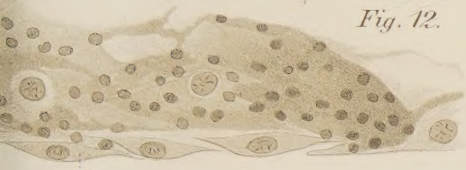


Fig. 18.

Fig. 12.



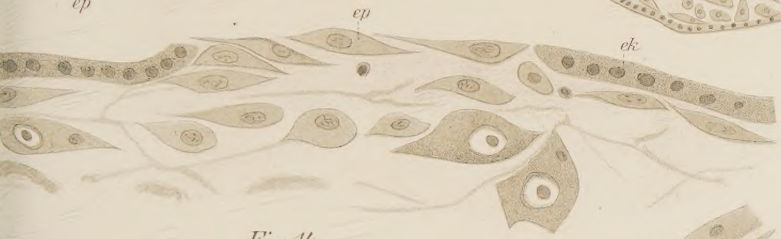


Fig. 14.

Fig. 17.

Fig. 19.

Lith. Anst. v. K. Wesse, Jena.